

## DIE NERVENENDORGANE DER VOGELHAUT

Von

A. STAMMER

Aus dem Institut für Allgemeine Zoologie und Biologie der Universität Szeged, Ungarn

(Dir.: Prof. Dr. A. ÁBRAHÁM)

Auf Grund der physiologischen Untersuchungen und Versuche sprechen wir von der Haut als von einem überaus wichtigen Sinnesorgan, doch sind die morphologischen Grundlagen dieser Tatsache nur sehr mangelhaft bekannt. Abweichend sind die Meinungen der Autoren hinsichtlich der Rezeptorendigungen des Kälte-, Wärme-, Druck- und Tastgefühls sogar in Bezug auf Menschen und Säugetiere, bei den niederen Gruppen ist diese Frage noch kaum berührt. Da eine Stellungnahme zu diesem von morphologischem und phylogenetischem Gesichtspunkt gleichermaßen wichtigen Problem nur auf Grund systematischer, auf sämtliche Tiergruppen ausgedehnte neurohistologische Untersuchungen möglich ist, haben wir diese Arbeit mit der Untersuchung der Nervenendorgane der Vogelhaut in Angriff genommen.\*

### Untersuchungsmaterial und Methodik

Ich habe die Haut, bzw. bestimmten Körperregionen entnommene Hautstückchen von verschiedenen systematischen Kategorien angehörenden Vögeln untersucht, und zwar: Lachmöwe (*Larus ridibundus*), Kormoran (*Phalacrocorax carbo*), Hausente (*Anas domestica*), Stockente (*Anas platyrhynchos*), Bläßgans (*Anser albifrons*), Bläßhuhn (*Fulica atra*), grauer Reiher (*Ardea cinerea*), Haustaube (*Columba domestica*), balkanische Turteltaube (*Streptopelia turtur*), Haushuhn (*Gallus domesticus*), Pute (*Meleagris gallopavo*), Sperber (*Accipiter nisus*), Rohrweiche (*Circus aeruginosus*), Baumfalke (*Falco subbuteo*), Wellensittich (*Melospittacus undulatus*), Kukuk (*Curculius canorus*), Wiedehopf (*Upupa epops*), Blauracke (*Coracias garrulus*), Dohle (*Colaptes monedula*) und Sperling (*Passer domesticus*). Besondere Aufmerksamkeit widmete ich dabei den die obere und untere Schnabeldille bedeckenden Hautanteilen, den Augenlidern, sowie den die Ohrenöffnung und die Kloakenöffnung umgebenden Hautpartien. Ausserdem habe ich die Kopfhaut über dem *Os nasale* und dem *Os temporale*, die über dem *Processus spinosus* des 4.—6. Halswirbels befindliche Halshaut, die über dem 3.—7. Rippenbogen liegende Rückenhaut, die Bauchhaut über dem *Musculus rectus abdominis*, sowie Stückchen der Bürzel-, Oberschenkel-, Flügel-, Lauf- und Sohlenpolsterhaut zu Untersuchungszwecken fixiert. Nach Fixieren in 10%igem Formalin wurde das Material nach der in unserem Institut üblichen Variation des BIELSCHOWSKY—SCHULTZE—GROS'schen Verfahrens (1) folgendermassen imprägniert: Nach kurzem Aufenthalt (5—10 Min.) in 20%iger Silbernitratlösung kamen die Schnitte — nach der üblichen Formalinbehandlung — in eine stark verdünnte ammoniakalische Silbernitratlösung (20%ige  $\text{AgNO}_3$ -Lösung tropfenweise mit Ammoniak versetzt und mit dest. Wasser auf die dreifache Menge verdünnt). Wahrscheinlich ist es dieser Modifikation zuzuschreiben, dass auch aus der relativ derb strukturierten, stark

\* Die Arbeit untersteht der Leitung von Akademiker Prof. Dr. A. ÁBRAHÁM, dem ich für seine Hilfe und seine freundlichen Anweisungen auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank aussprechen möchte.

fetthaltigen und mit anderen Methoden schwer imprägnierbaren Vogelhaut sehr schöne Präparate hergestellt werden konnten. Die Schnitte wurden in verschiedener Dicke (10—35  $\mu$ ) in Quer- und Tangentialrichtung angefertigt.

### Die Innervation der Vogelhaut

Wie alle Hautarten, ist auch die Vogelhaut von zentralen und vegetativen Fasern innerviert. Auf dem grössten Gebiete der Vogelhaut sind die zentralen Fasern durch die segmentalen dicken Rückenmarksfasern vertreten, nur an verschiedenen Hautarealen des Kopfes erscheinen Fasern des *Nervus facialis* und des *Nervus trigeminus*. Die dreierlei zentralen Fasern sind auf morphologischer Grundlage nicht zu unterscheiden. Mit grosser Wahrscheinlichkeit ist nur anzunehmen, dass die die Schnabelhaut innervierenden, auffallend dicken Fasern vom *Nervus trigeminus* kommen. Die gewöhnlich mit den zentralen Fasern gemeinsam ziehenden, zuweilen aber auch in selbständigen Nervenstämmen erscheinenden dünnen Fasern müssen als dem vegetativen Nervensystem zugehörig betrachtet werden. Das dichteste Geflecht der Nervenfasern verschiedener Herkunft fand ich in der oberen, an Federkielen reichen Schicht des *Coriums*. Die aus diesem dichten Geflecht heraustretenden Stämme oder Einzelfasern ziehen ihrem Endigungsort entgegen und die Endfasern endigen stets auch in verschiedenen Endformen. Bei der oberflächlichen Untersuchung der Schnitte gewinnt man den Eindruck, dass nicht alle Endigungen sichtbar werden, gründliche Durchsicht derselben aber lässt feststellen, dass — wenn auch Ausmass, Ort und Zahl häufig variieren — die Endfasern bei allen untersuchten Vögeln übereinstimmend in Gestalt der folgenden Endformationen endigen:

1. *intraepitheliale* Endfasern, 2. HERBST'sche Endkörperchen, 3. GRANDRY'sche Endkörperchen, 4. baumförmige freie Endverzweigungen, 5. Endgeflechte der glatten Muskulatur der Haut, 6. Nervenendgeflechte der dermalen Blutgefässe und 7. die Endsysteme der Federkiele.

#### 1. Intraepitheliale Fasern

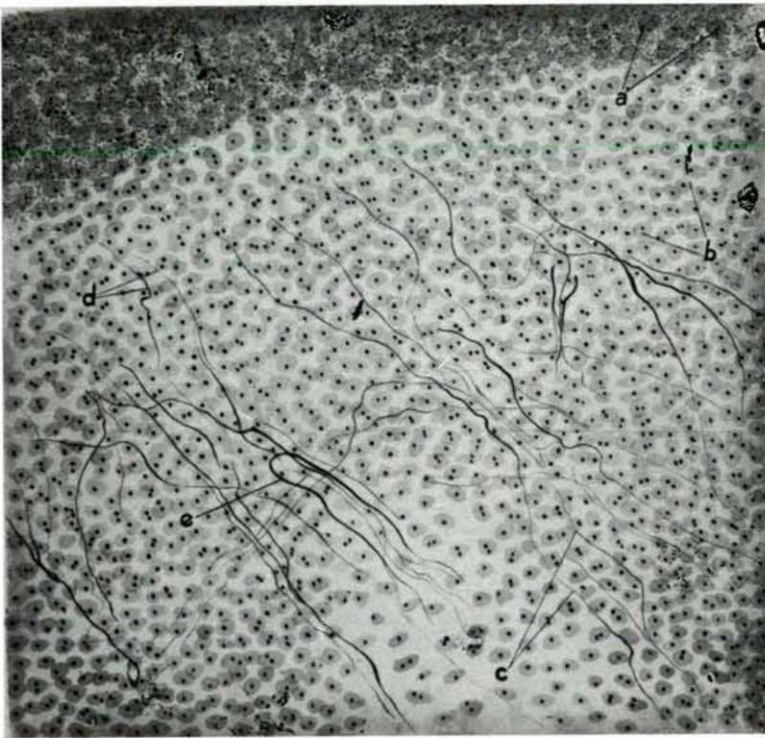
Die Epidermis der Vogelhaut ist allgemein hin arm an Nervenfasern, namentlich an den mit Federn bedeckten Hautstellen, wo ich zwischen den Zellen der unterhalb der stark verhornenden Schicht gelegenen, aus einigen Reihen bestehenden lebenden Schicht niemals Nervenfasern nachweisen konnte. Nur im Gebiete des Schnabels, d. h. der Wachshaut bzw. der schuppigen Decke des Schnabels sah ich beim Sperber, Baumfalken, Wellensittich und bei der Taube Nervenfasern zwischen die Epidermiszellen treten. Besonders bei den beiden Raubvögeln war es die Hautpartie um die Nasenöffnung, wo die stark verdickte Epidermis sehr reich mit Nervenfasern versorgt war (*Abb. 1.*). Die aus dem *Corium* zwischen die Epidermiszellen tretenden Fasern ziehen stets in Gestalt von Einzelfasern — meistens parallel zueinander — zwischen den Epithelzellen aufwärts, einige von ihnen schwenken zurück und endigen — aus den oberen Reihen der Epidermis umkehrend — zwischen den tiefer gelegenen Epithelzellen. Endköpfchen sind mir an den Endfasern nie zu Gesichte gekommen. Auch die am weitesten aufwärts strebenden Fasern erreichen die verhornten Plattenepithelzellen nicht, sondern verschwinden 2—3 Zellreihen tiefer



verjüngt zwischen den Epithelzellen. Diese überaus zahlreichen und dicht stehenden intraepithelialen Fasern sichern höchstwahrscheinlich in der Epidermis der Haut um die Nasenöffnungen bei den Raubvögeln eine hochgradige Empfindlichkeit und dürften in der Wahrnehmung der Luftströmungen, der Zusammensetzung der Luft und der Temperaturveränderungen eine Rolle spielen.

## 2. Herbst'sche Körperchen

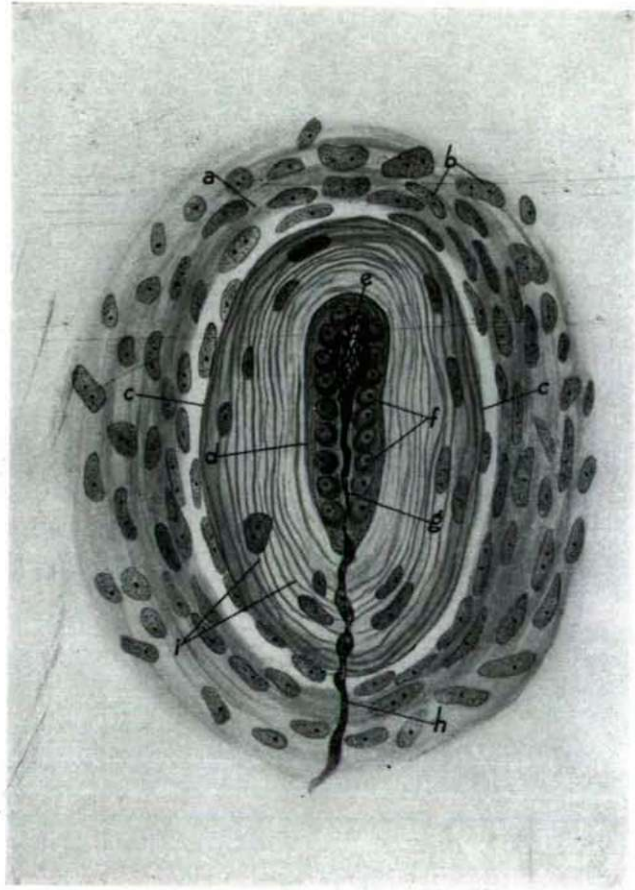
Die Mehrzahl der dicken Fasern der Vogelhaut endigt in den HERBST'schen Körperchen. Obzwar diese Körper schon 1854 von LEYDIG erkannt und seither von zahlreichen Forschern bzgl. ihrer Struktur, ihres Vorkommens und ihrer physiologischen Funktionen untersucht worden sind (3, 4, 5, 6, 8, 12, 20), enthalten die einschlägigen Mitteilungen dennoch Widersprüche. Unter Berücksichtigung der bekannten Angaben und der Ergebnisse meiner vergleichenden Untersuchungen bin ich der folgenden Meinung.



### Erklärung der Abbildungen

1. Intraepitheliale Fasern aus der Wachshaut der Sperbers (*Accipiter nisus*). a) verhornende Epithelzellen; b) Epithelzellkern; c) intraepitheliale Endfasern; d) Endigungen der intraepithelialen Fasern; e) zurückschwenkende intraepitheliale Faser. Vergr. 600 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

**Struktur:** Was den Bau der HERBST'schen Körperchen anbetrifft, kann ich das 1897 von SZYMONOVICZ mit Methylenblau aus dem Schnabel der Ente nachgewiesene Bild bekräftigen. Versilberung lässt den äusseren und inneren Kolben des Endkörpers, die in zwei Reihen angeordneten Tastzellen des inneren Kolbens und die Tatsache, dass die vor dem inneren Kolben ihre Markscheide verlierende Endfaser geradeswegs bis zur oberen Spitze des inneren Kolbens zieht, um dort in einem beträchtlichen Endköpfchen zu endigen, noch deutlicher zutage treten (Abb. 2.). In dem Endkopf ist oft eine neurofibrilläre Auflockerung zu erkennen, doch haben die Endköpfe einheitliche Kugel- oder ovoide Form und heben sich von den Enden der Endfasern stets deutlich ab. Nicht zu bestätigen vermag ich jene Typen, die von DOGIEL mitgeteilt und auch von BOTEZAT bekräftigt wurden. Nie habe ich beobachtet, dass die Neurofibrillen des Endkopfes mit den Tastzellen in Berührung träten oder die Endfaser sich

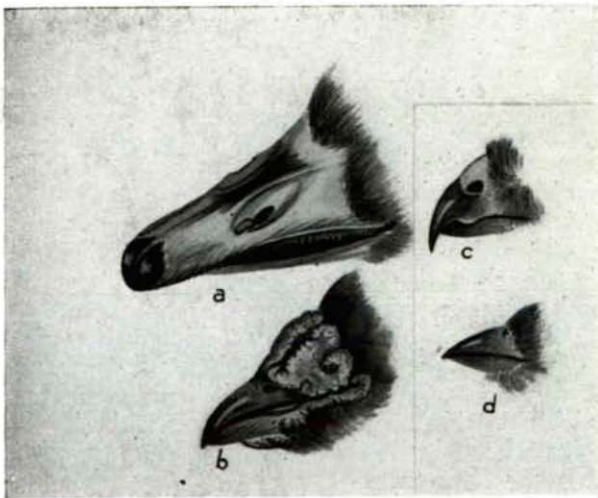


2. HERBST'sche Körperchen aus der Schnabelhaut der Ente (*Anas domestica*). a) Bindegewebe; b) Bindegewebszellkern; c) äusserer Kolben; d) innerer Kolben; e) Nervenendkopf; f) Tastzellen; g) Nervenendfaser; h) Nervenfasern; i) bindegewebige Lamellen. Vergr. 600 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.



mit feinen Seitenästen den Tastzellen anschlösse. Auch habe ich weder Formen gefunden, wo der Endkopf ein aus mehrmals zurückschwenkenden, verschlungenen Fasern bestehendes hantelartiges Gebilde wäre, noch sah ich Nebenfasern und deren Endknäuel in den HERBST'schen Körperchen. Die mittels Silberimprägnation erhaltenen HERBST'schen Körperchen sind auch mit der von CLARA (5) angegebenen Struktur nicht in Einklang zu bringen, obwohl die Schnitte aus der gleichen Hautpartie des gleichen Tieres, wie es CLARA benutzte (*Anas platyrhynchos*), angefertigt wurden. Das von diesen Autoren angewandte Eisenhämatoxylinverfahren, die HEIDENHAIN'sche Hämatoxylin- und die Osmiumsäure-Methode waren wohl geeignet zur Färbung der Bindegewebelemente der Endkörper, nicht aber zur elektiven Unterscheidung der Nervelemente. Die ihrerseits zur Nervendarstellung ausschliesslich verwendete Methylenblau-Methode allein reicht zur Entscheidung der Frage nicht aus; ein objektives Urteil ist lediglich unter gleichzeitiger Bewertung der mittels Silberimprägnation erhaltenen Schnitte möglich. Die von DOGIEL, BOTEZAT und CLARA mitgeteilten Bilder sind in den auch heutzutage gebräuchlichen Handbüchern (13, 14, 16, 17, 18, 22) immer noch anzutreffen, sie sollten meines Erachtens durch mittels Silberimprägnation erhaltene Bilder, die schärfer, besser konturiert, einfacher und neurologisch stichhaltiger sind, ersetzt werden.

**Vorkommen:** Was das Vorkommen der HERBST'schen Körper anbelangt, beschränkten sich die bisherigen Angaben auf den Schnabel der Ente, Gans, Stockente und der Waldschnepfe und führten zu der Verallgemeinerung, dass die HERBST'schen Körper ausschliesslich in der Schnabelhaut der Wasservögel auffindbare Nervenendkörper seien. Zu Beginn meiner vergleichenden Untersuchungen habe auch ich diese Endkörper nur im Schnabel gesucht. Ich konnte feststellen, dass hinsichtlich des Vorkommens der HERBST'schen Körper die untersuchten Vögel vier Schnabeltypen aufweisen (Abb. 3.).



3. Schnabeltypen betreffs des Vorkommens der HERBST'schen Körperchen a) Wildgans (*Anser albifrons*); b) Taube (*Columba domestica*); c) Sperber (*Accipiter nisus*); d) Sperling (*Passer domesticus*).

In den ersten Typ gehören die Wasservögel (Möwen, Ruderfüßler, Schnepfen, Sumpfvögel, Enten und Reiher). Der Schnabel dieser Tiere ist fast zur Gänze von einer weichen Wachshaut überzogen. Mit Ausnahme der nagelartigen Kuppel und des vordersten Schnabelendes sind unmittelbar unter der Epidermis — sowohl im oberen, als auch im unteren Schnabelkiefer — die HERBST'schen Körperchen überall anzutreffen. Sie liegen an den Schnabelrändern vertikal, anderweitig flach verstreut oder etwas schräg gestellt. Namentlich bei den *Anseres* sind sie gewöhnlich von kleinem Ausmass und liegen dicht aneinander. Ihre Länge beträgt durchschnittlich  $120\ \mu$  und ihre Breite  $70-80\ \mu$ .

Dem zweiten Typ gehören die Tauben an, bei denen die harte Hornhaut der Schnabelbasis in ein gegen den Kopf sich verdickendes, höckerförmiges Hautgebilde übergeht. Die Dicke dieser Erhebung nimmt meinen Beobachtungen zufolge mit dem Alter zu, ist aber auch ein Charakteristikum der Art. Im *Corium* des Hautwulstes finden sich glatte Muskelbündel in beträchtlicher Zahl, die durch ihre Kontraktionen höchstwahrscheinlich die Regulierung der Nasenöffnung bzw. -höhle besorgen. In unmittelbarer Nähe der glatten Muskelbündel sind überaus grosse HERBST'sche Körper — oft mit einem Längen-Breitenindex von  $280-320/70-90\ \mu$  — zu beobachten. Interessanterweise nehmen diese Endkörper niemals direkt unter der Epidermis Platz, wie z. B. im Falle der Schnäbel des ersten Typs, sondern liegen tiefer und schmiegen sich sozusagen den in verschiedenen Richtungen ziehenden glatten Muskelbündeln an.

Dem dritten Typus können die Schnäbel der Raubvögel und der Papageien zu gezählt werden. Hier zieht auf die mit einer dünnen Hornhaut bedeckte obere Schnabeltülle eine mit der Kopfhaut zusammenhängende, anhangsfreie Wachshaut hinauf, die glatte Muskelemente nur in Spuren enthält, dagegen aber über einen auffallenden Nervenreichtum verfügt. Die Nervenfasern endigen grösstenteils in Gestalt der schon erwähnten intraepithelialen Endfasern zwischen den Epidermiszellen, und nur wenige von ihnen endigen in den HERBST'schen Körpern. Diese Endkörper erscheinen in geringer Zahl, aber mit einer beträchtlichen Länge ( $160-240\ \mu$ ) unmittelbar unter der Epidermis. Ihr Vorkommen beschränkt sich aber auf das Gebiet des Überganges in die Kopfhaut, wo die rudimentären Federn erscheinen. In den die Nasenöffnungen umgebenden Hautpartien oder in den direkt am Schnabel haftenden Rändern der Wachshaut bin ich ihnen nie begegnet.

Im vierten Typ schliesslich, d. h. bei den untersuchten Vertretern der Hühner-, Kukuks-, Caracias- und Sperlingsarten, habe ich HERBST'schen Endkörper in der die Schnabeltüllen überziehenden, sehr dünnen Hornhaut überhaupt nicht gefunden. Im Anschluss an die Untersuchungen der Schnabelhäute habe ich dann auch verschiedene andere Hautgebiete untersucht und dabei die überraschende — für die Literatur neue — Feststellung gemacht, dass die HERBST'schen Körper nicht nur in der Schnabelhaut gesucht werden müssen, sondern bei sämtlichen Vögeln über die ganze Haut verbreitet auffindbar sind. Sie nehmen vorwiegend an der Basis der Federn Platz, werden aber auch in unmittelbarer Nähe der *Arrectores plumarum* sichtbar. Ihre Grösse, besonders in der Längsachse — übertrifft die der von DOGIEL, BOTEZAT, SZYMONOWICZ und CLARA mitgeteilten HERBST'schen Endkörper weitgehend. Entsprechend ihrer Länge nimmt auch die Zahl der in ihnen enthaltenen Tastzellen zu, nicht selten sind pro Reihe 20 zu zählen. Die Häufigkeit der HERBST'schen Körper



in den einzelnen Hautabschnitten wechselt, in der grössten Zahl sind sie einheitlich bei allen Vögeln in dem über dem *Os nasale* und *Os frontale* befindlichen Hautgebiet anzutreffen. In den von diesen Stellen angefertigten Schnitten sind sie fast neben jeder einzelnen Federspule vorhanden. Vermutlich hängt die fliegende Lebensweise, der Umstand, dass die Reibungswirkung der Luft an der Kopfhaut am stärksten zur Geltung kommt, zusammen mit dem Umstand, dass bei sämtlichen Vögeln die Kopfhaut das empfindlichste, mit HERBST'schen Körpern am reichsten versehene Hautgebiet ist. In der Häufigkeitsreihenfolge kommen nach der Kopfhaut das Spitzfleisch, die Basis der Steuerfedern, die Halshaut und endlich die Haut der Oberschenkel und Flügel. Relativ wenig HERBST'sche Körperchen finden sich in der Rücken-, und noch weniger in der Bauchhaut. Unter den nicht gefiederten Hautpartien beobachtete ich HERBST'sche Körper in der Cloake sowohl unter dem äusseren, als auch unter dem inneren mehrschichtigen Plattenepithel. Im äusseren Epithel stehen sie vertikal und sind stets kleiner als die in dem die Kloakenhöhle bedeckenden subepithelialen Bindegewebe verstreut und gewöhnlich schräggelagerten Endkörper. Ihre Zahl ist in den Schnitten an der inneren Kloakenseite immer grösser als an der äusseren. HERBST'sche Körper fand ich unter dem Epithel der Haut in der Umgebung der Ohrenöffnungen, wo sie ganz bis unter das Epithel des *Meatus auditorius externus* vordringen. Auch in der Knie- und Kniekehlenhaut gibt es HERBST'sche Körper; absolut frei von solchen fand ich die Haut des *Tarsometatarsus*. Nervenarm und frei von Endkörpern sind auch die Zehenpolster; auffallend ist, dass auch die Haut der Augenlider absolut ohne Endkörper ist. Bezüglich der Zahl der HERBST'schen Körper ist im allgemeinen festzustellen, dass sie bei den gut und viel fliegenden Vögeln weitaus reichlicher und in grösserer Form vorhanden sind als bei den Vögeln mit anderer Lebensweise, und zwar auch dann, wenn es sich um nahverwandte Arten handelt. Tatsache ist ferner, dass in der Haut der wild lebenden Vögel, wie z. B. der Wildgans, Endkörper viel reichlicher vorhanden sind als in der gezähmten Verwandten, der Hausgans.

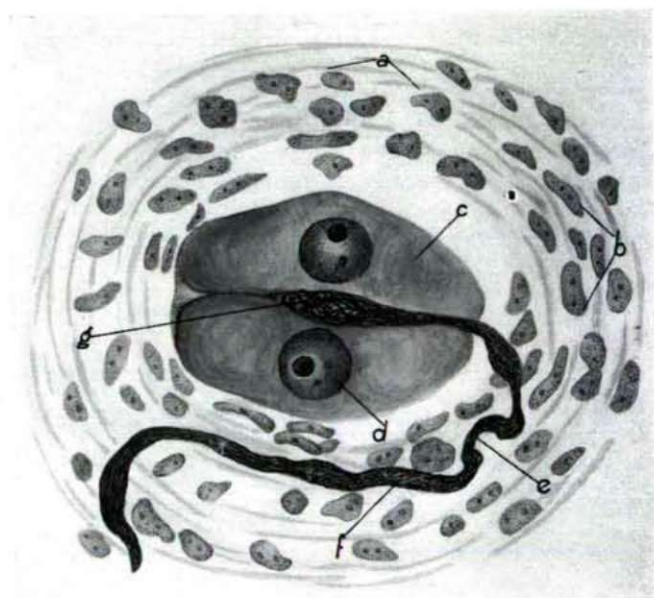
### Physiologische Rolle

Hinsichtlich der physiologischen Rolle der HERBST'schen Endkörper Stellung zu nehmen ist schwer. Im Falle einer besseren Kenntnis des Ursprunges der Nervenfasern und ihrer Beziehungen zum Zentralnervensystem wäre dieser Frage leichter beizukommen. Nach den morphologischen Gegebenheiten stellten BOTEZAT (3), DOGIEL (6) und SZYMONOVISZ (20) — nur auf Grund von Vermutungen — ihre Rolle im Tasten und mehrere Jahre später CLARA (5) ihre Rolle bei der Wahrnehmung des osmotischen Druckes fest. Die Tatsache, dass ich diese Endkörper nicht nur in der Schnabelhaut, sondern auch in den verschiedensten anderen Hautarealen vorfand, macht die bisherigen Angaben bzgl. ihrer physiologischen Rolle hinfällig. Unseres Erachtens sind die HERBST'schen Körper speziell entwickelte, universale Rezeptoren der Vogelhaut, welche den Zentren von der Basis der Federn her über Lage und Druck der Federn und über die Wahrnehmung der Luftströmung gleichermassen Meldung erstatten können, während die unter dem inneren Epithel der Kloake befindlichen der Wahrnehmung der Verhältnisse und des Entwicklungsgrades des Eies und die

im Schnabel enthaltenen dem Tasten und der Nahrungsbeschaffung dienen dürften. In Anbetracht dessen, dass sie über die ganze Körperoberfläche verstreut sind, ist anzunehmen, dass sie Rezeptoren der mechanischen Reize und des Schmerzgefühles darstellen. Da HERBST'sche Körper nicht nur in der Schnabelhaut der Wasservögel vorkommen, fehlt ein Beweis für die Richtigkeit der Annahme CLARAS, wonach diese Endkörper der Wehrnehmung des osmotischen Druckes dienen. Für diese Behauptung spricht der Umstand, dass ich eine Anordnung der HERBST'schen Körper, wie sie CLARA im Schnabel der Waldschnepfe beschrieb, bei den meinerseits untersuchten Vogelarten in keinem einzigen Falle beobachten konnte. Die Tatsache, dass sie auch in unmittelbarer Nähe der glatten Muskelgewebe der Haut anzutreffen sind, lässt darauf schliessen, dass die HERBST'schen Körper die Rolle von Rezeptoren auch bei Reflexbögen erfüllen können, bei denen die Effektorenden die *Musculi arrectores plumarum*, im Falle der Taube die der Bewegung der Nasenöffnung dienenden glatten Muskelbündel, innervieren.

### Grandry'sche Körper

DOGIEL (7) und SZYMONOVICZ (21) hatten diese Endkörper, die aus zwei oder mehr bohnenförmigen Tastzellen und einer sie umgebenden dünnen Bindegewebshülle bestehen, schon zu Ende des vergangenen Jahrhunderts er-



4. GRANDRY'sche Körper aus der Schnabelhaut der Ente (*Anas domestica*) a) bindegewebige Kapsel; b) Bindegewebszellkern; c) Tastzelle; d) Tastzellkern; e) Nervenfaser; f) Neurofibrillen; g) scheibenförmige Endlamelle. Vergr. 600 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.



kannt. Die Struktur der Tastzellen und ihre neuralen Verbindungen waren die Fragen, welche an Gefrierschnitten und auch mittels Silberimprägnierung untersucht werden mussten. In der Struktur der Tastzellen kommt die von den obigen Autoren beschriebene Gestreiftheit an frisch fixiertem Material und bei Anwendung der von mir benutzten Methoden absolut nicht zum Vorschein. Nach meiner Meinung ist diese Gestreiftheit in den Präparaten der erwähnten Forscher durch die mit der Einbettung einhergehende Plasmaausfällung bedingt und kann nicht als eine allgemeine und ständige strukturelle Eigenschaft der Tastzellen der GRANDRY'schen Körper betrachtet werden. Die an der einen Seite des Endkörpers eintretende Nervenfaser endigt in einer scheibenförmigen neurofibrillären Endlamelle (*Abb. 4.*) zwischen des Tastzellen, doch habe ich zwischen der neurofibrillären Lamelle und den Tastzellen jene innige Beziehung vermisst, wonach die neurofibrilläre Lamelle mit dem über die ganze Zelle ausgebreiteten intraplasmatischen Netzwerk in Kontinuität stände, wie es nach DOGIEL (7) auch HERINGA (12) und BOEKE (zit. in 22) erwähnen. Zwischen der neurofibrillären Endlamelle und der Vertiefung der Tastzellen wird stets ein Spalt wahrnehmbar. Nie habe ich gefunden, dass durch diesen Spalt, durch diese einen intersynaptischen Raum zu nennende Lücke, Endfasern in das Plasma der Tastzellen eintraten. Grössenmässig stehen die GRANDRY'schen Körper weit hinter den HERBST'schen zurück. Die einfachen, aus zwei Tastzellen bestehenden GRANDRY'schen Körperchen messen rund 50  $\mu$ , neben dieser einfachen Form gibt es aber auch übereinander geordnete Endkörper mit einer Längsachse bis zu 120  $\mu$ . An diese etagenmässig übereinanderliegenden Tastzellen treten innerhalb des Endkörpers verzweigende Endfasern heran. Zwischen den mittleren, grösseren Tastzellen wird die neurofibrilläre Endlamelle stets deutlich sichtbar, während die zu den oberen und unteren, kleineren, oft komprimierten Tastzellen ziehenden Endfasern — ohne eine neurofibrilläre Lamelle zu bilden — verjüngt in dem zwischen den Tastzellen befindlichen Raum verschwinden.

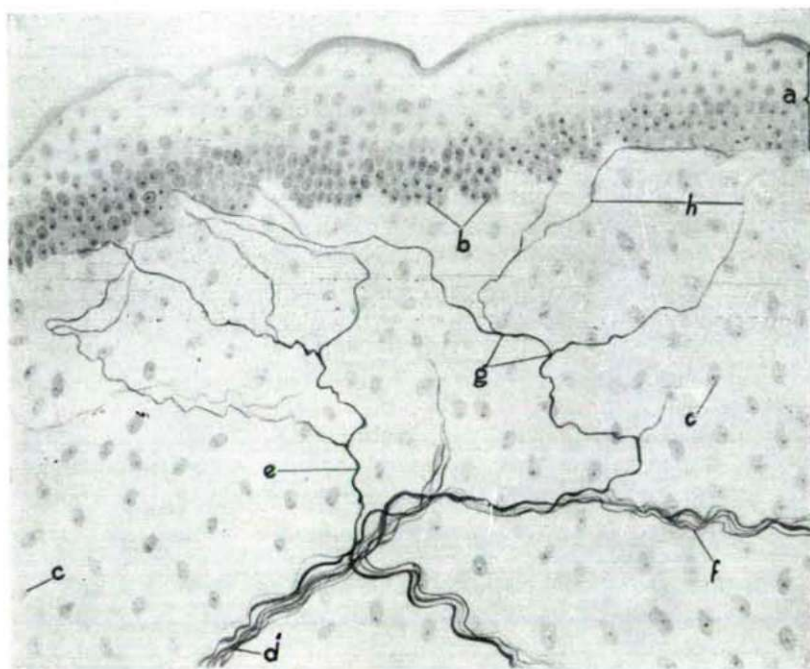
Das Vorhandensein von GRANDRY'schen Körperchen kann ich auf Grund meiner vergleichenden Untersuchungen nur mit Bezug auf die Gruppe der Siebschnäbler (*Anseres*) bestätigen. Ich fand sie lediglich im Schnabel der Gans, der Ente, Stockente und der Wildgans, sie nehmen in der den Schnabel überziehenden Wachshaut, unmittelbar über der Epidermis, zwischen den HERBST'schen Körperchen verstreut, Platz. Silberimprägnation lässt sie — ähnlich wie die Epidermiszellen — in dunkelbraunen Farbton hervortreten. Ihre Zahl nimmt an den Rändern der Schnabeltülle zu und auch die etagenmässige Anordnung tritt hier zutage. Diese Erscheinung beobachtete ich vornehmlich am Schnabelkiefer der Wildgans. Während bei der Hausente und der Hausgans vier übereinanderstehende Tastzellen eine Seltenheit und 2—3-zellige Endkörper die Regel sind, können bei der Wildgans sogar 6—8-stöckige Tastzellenverbände gesichtet werden.

Dass die GRANDRY'schen Körper nur bei einer gewissen Tiergruppe in Erscheinung treten, ist sowohl von physiologischem, als auch von phylogenetischem Standpunkte aus überraschend. Die Tatsache, dass ihre Zahl an den an die Mundöffnung grenzenden Rändern der Schnabeltüllen so gross ist und ich sie auch in den Gaumenschichten und in der Zunge in ansehnlicher Zahl

imprägnieren konnte, legt den Gedanken nahe, dass ihre physiologische Rolle nicht so sehr im Tastvermögen, als eher in der Auswahl der Nahrung, eventuell in der Geschmackswahrnehmung zu erblicken ist.

#### 4. Baumförmige freie Endverzweigungen

Ein Teil der in der Haut verlaufenden Nervenfasern endigt nicht in HERBST'schen oder GRANDRY'schen Endkörpern, noch als intraepitheliale Fasern, sondern verzweigt baumförmig im *Corium*, und zwar besonders häufig in dessen oberer lockeren Schicht. Sehr schöne Endsysteme erscheinen in der Haut des Augenlides (Abb. 5.). Wie auch aus der Abbildung ersichtlich, handelt es sich hier um die dichotomische Endverzweigung einer dicken Faser. Die terminalen Fasern verschwinden verjüngt zwischen den Gewebeelementen des *Coriums*, im Falle des Augenlides unterhalb der Zellen der Epidermis. Niemals habe ich beobachtet, dass die Endfasern solcher Endverzweigungssysteme zwischen die Zellen der Epidermis träten. Die sensorische Natur der baumartigen Endverzweigungen scheint auf Grund unserer bisherigen Erfahrungen ausser Zweifel zu stehen.



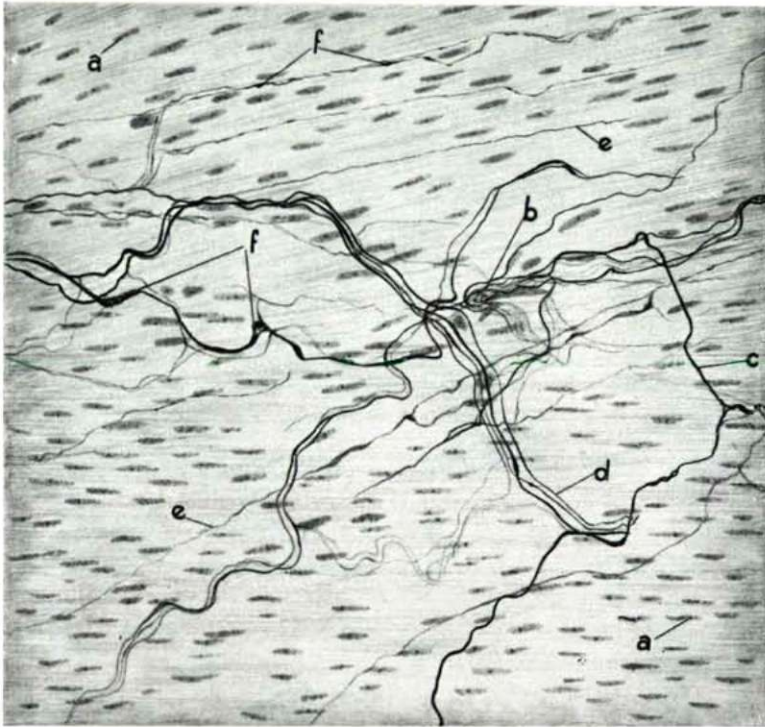
5. Baumförmige Endverzweigung im Augenlid der Taube (*Columba domestica*) a) Epithel; b) Epithelzellkern; c) Bindegewebe; d) Nervenstamm; e) dicke Nervenfasern; f) dünne Nervenfasern; g) Verzweigungen; h) Endfaser. Vergr. 600 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.



### 5. Endgeflechte der glatten Muskulatur der Haut

Ein beträchtlicher Teil der in der Vogelhaut befindlichen Muskeln sind federstellende Muskeln (*Mm. arrectores plumarum*), die besonders an den gefiederten Hautgebieten massenhaft erscheinen.

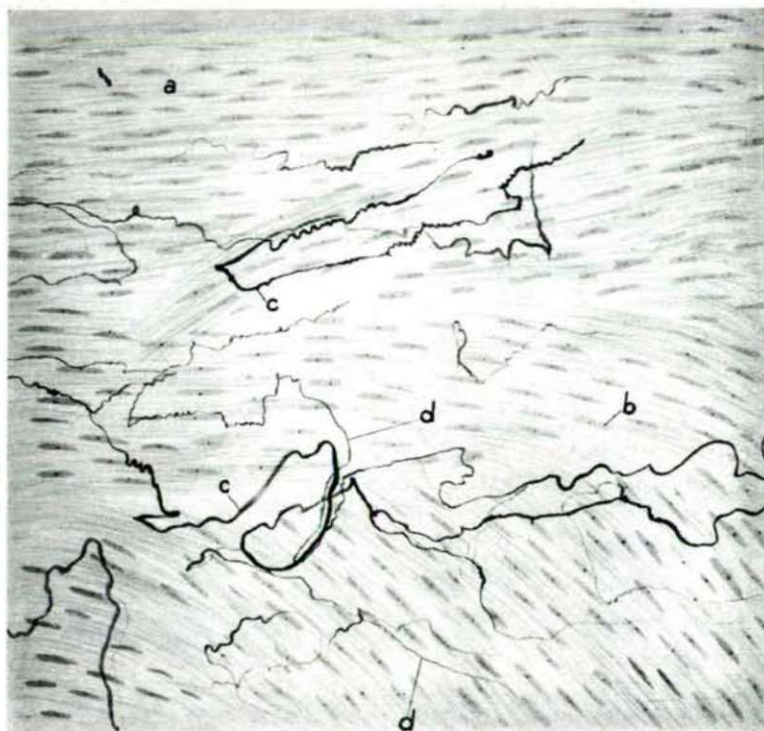
Von den federlosen Hautbezirken ist z. B. bei der Taube die schuppige Decke der Nasenöffnungen ziemlich reichlich mit glatten Muskeln versehen, auf denen eigentümliche Nervenendgeflechte Platz nehmen (*Abb. 6.*), welche aus



6. Nervenendgeflecht der glatten Muskulatur in der Kopfhaut der Taube (*Columba domestica*).  
 a) Muskelzellkern; b) Nervenstamm; c) dicke Nervenfasern; d) dünne Nervenfasern; e) Endfaser; f) dünne Nervenfasern. Vergr. 600 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

den reichen Verzweigungen der zu den glatten Muskelfasern ziehenden Nervenstämme hervorgehen, in denen sowohl dünne als auch dicke Fasern vertreten sind. Auch in den aus der Verzweigung der Nervenstämme zustande kommenden kleineren Bündeln verlaufen dicke Fasern, doch sind die dünnen Fasern im Übergewicht. Die dicken Fasern enthalten oft verschieden geformte Verdickungen und in den glatten Muskeln der Schnabelverdickung der Taube zeigen die Nervenfasern oft einen stark welligen Verlauf (*Abb. 7.*). Die Endfasern der auf den glatten Muskelzellen reich verzweigenden Nervenbündel verfolgen die glatten Muskelzellen auf langer Strecke. Etwas von der Verzweigungsstelle

entfernt werden nur mehr einzeln ziehende Fasern sichtbar (Abb. 8.), die oft mit kleinen Varikositäten reichlich beladen sind. Die Endfasern stehen an mehreren Stellen durch diese kleinen Varikositäten mit den glatten Muskelzellen in inniger Berührung. An den Enden der terminalen Fasern werden — allerdings sehr selten — auch Endköpfchen sichtbar, in der Regel verschwinden sie — ohne besondere Endformationen — auf den glatten Muskelzellen. Die Nervenfasern scheinen epilemmal zu liegen, denn ich habe bei sorgfältiger mikroskopischer Einstellung niemals Bilder gesehen, die den Anschein erweckt hätten, als ob die Endfaser in das Plasma der glatten Muskelzelle einträte oder an deren Kern endigte.

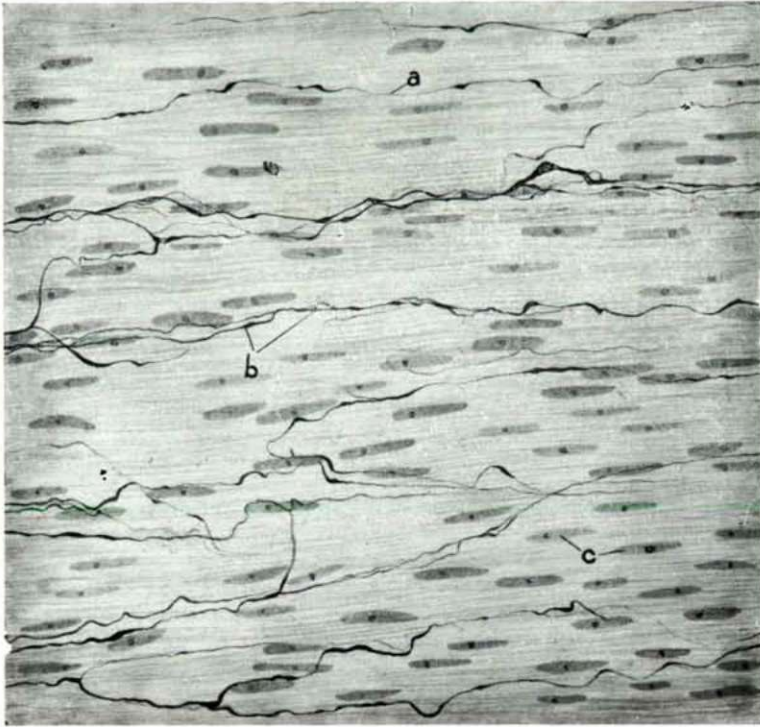


7. Nervenplexus der glatten Muskulatur in der schuppigen Decke des Schnabels bei der Taube (*Columba domestica*). a) glatte Muskulatur; b) Muskelzellkern; c) dicke Nervenfasern; d) dünne Nervenfasern. Vergr. 600 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Das Nervenplexus der glatten Muskulatur erscheint als ein einheitliches und geschlossenes System. Man sieht keine einzige Nervenfasern aus diesem Geflecht austreten, um sich einem anderen Hautelement anzuschließen. Der auffallende Nervenreichtum der glatten Muskulatur der Haut erinnert zuweilen an die von STÖHR bzw. REISER (19) mitgeteilten Nervenendigungen im glatten Muskelgewebe, an das Terminalretikulum, gründliche Untersuchung aber lässt



feststellen, dass von einem Retikulum, also von einem Netzwerk, keine Rede ist, da die terminalen Fasern über- und untereinander dahinziehen, ohne miteinander in Berührung zu treten und ihre Selbständigkeit unentwegt beibehalten.

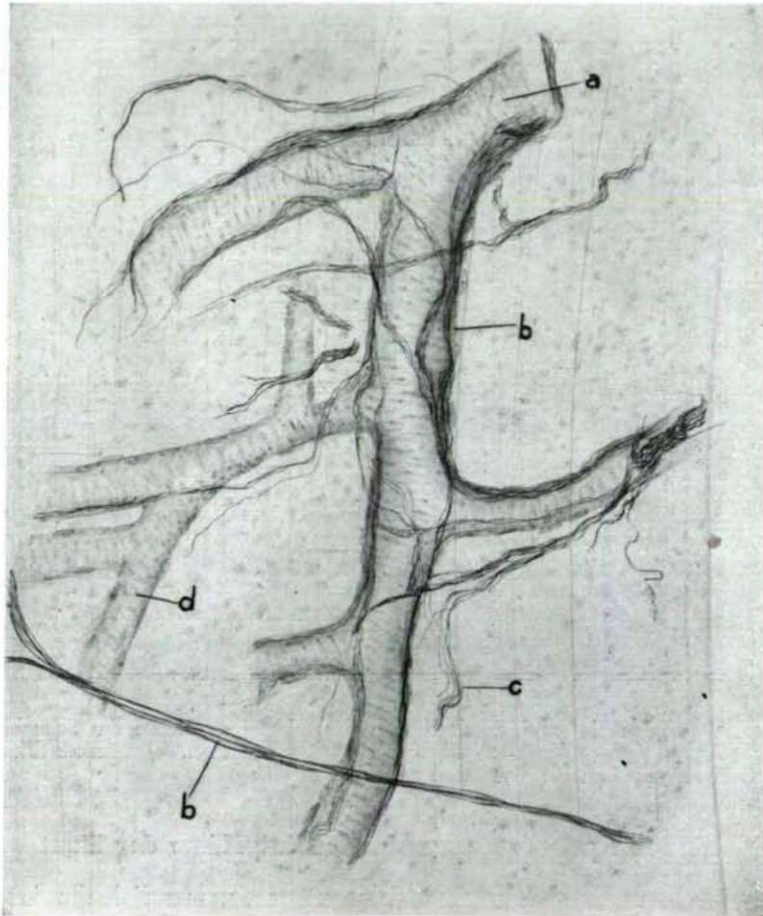


8. Endfasern auf den glatten Muskelzellen in der schuppigen Decke des Schnabels bei der Taube (*Columba domestica*). a) Endfaser. b) Varikositäten. c) Muskelzellkern. Vergr. 1350 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

## 6. Die Nervenversorgung der Blutgefäße der Haut

Die Vogelhaut ist auch reich an Blutgefäßen, namentlich die Arterien der Schnabelhaut sind gross und in ihrem ganzen Verlauf von dichten Nervengeflechten begleitet (Abb. 9.). Das Nervengeflecht der Blutgefäße bildet — ähnlich wie das der glatten Muskulatur — ein geschlossenes und homogenes System. Obzwar entlang der Gefäße auch in abweichender Richtung ziehende Nervenbündel sichtbar werden, ist bei weiterer Verfolgung ihrer Bahn festzustellen, dass sie ihren Weg entweder entlang eines heraustretenden Gefäßzweiges oder neben einer anderen parallel verlaufenden Ader fortsetzen. In den vasalen Nervenstämmen habe ich ausschliesslich dünne Fasern angetroffen. Arteriolen und Kapillaren sind meistens ebenfalls von je einer dünnen, wellig verlaufenden einzelnen Faser begleitet. Die Verzweigung der Nervenstämmen erfolgt in zwei Gefässschichten, die erste üppige in der obersten Lage der *Adventitia* und eine

zweite an der Grenze zwischen *Adventitia* und *Media*. Kleinere Stämme und Einzelfasern sind auch in den oberflächlicheren Schichten der *Media* nachweisbar, die innere Schicht der *Media* und die *Intima* aber habe ich — ebenso wie ÁBRAHÁM (1, 2) bei den Blutgefäßen der Säugetiere und des Menschen — auch in den Arterien der Vogelhaut als nervenfrei befunden.



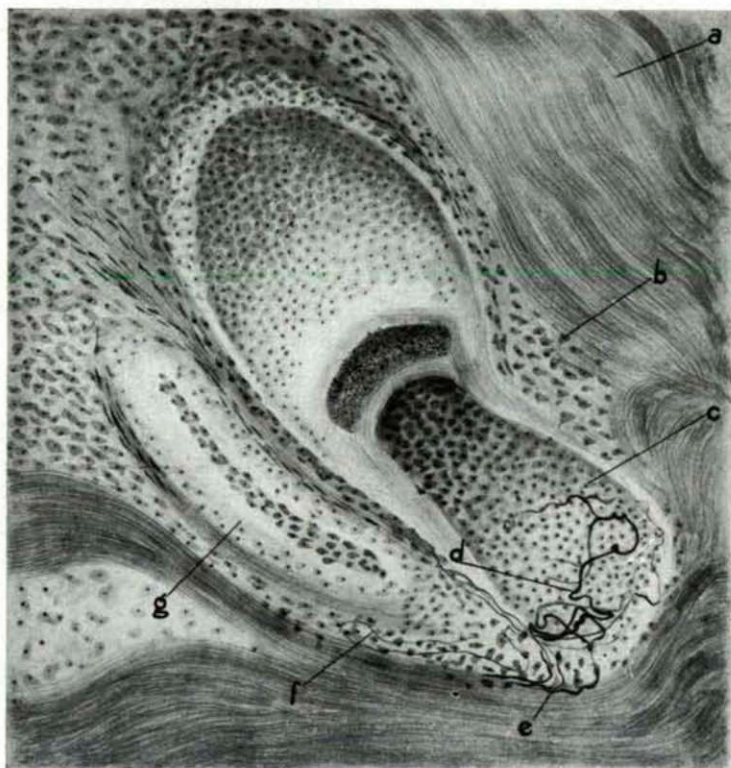
9. *Columba domestica*: Innervation einer Hautarterie. a) Arterie; b) Nervenstamm; c) dünne Nervenfasern; d) Seitenast. Vergr. 600 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

## 7. Das Endsystem der Federspule

Der Frage der Innervation der unmittelbaren Hautanhänge der Vogelhaut, der Federn, muss eine besondere Erörterung zuteil werden. Dies scheint wichtig, weil ich selbst in den eingehendsten vogelanatomischen und — histologischen Arbeiten (9, 10, 11, 13, 14, 18, 22) keinerlei literarische Anhaltspunkte darüber fand, ob die Federn eine Innervation haben oder welcher Art sie ist. Mit Recht



wäre zu erwarten, dass die Vogelfeder — ähnlich wie das Fell der Säuger — mit Nervenfasern reichlich versorgt sei. Dies ist aber — wie meine vergleichenden Untersuchungen gezeigt haben, nicht der Fall. Die Spule der vollentwickelten Konturfedern ist nervenfrei. Neben den im *Corium* eingebetteten Federspulen finden sich — als einzige Nervenversorgung — HERBST'sche Endkörperchen, aber auch sie sind nicht an allen mit Federn bedeckten Körperstellen, und hauptsächlich nicht an sämtlichen Federspulen, auffindbar. Neben den kleineren Kopffedern, den Bürzel- und Flügelfedern sind sie häufig, werden aber neben den Federn der Rücken- und Bauchhaut fast vollkommen vermisst. Ein Hautgebiet aber, nämlich die Übergangsstelle zwischen Schnabel- und Kopfhaut, weist an der Basis der kleinen und rudimentär zu nennenden Federn eine spezielle und reiche Innervation auf (*Abb. 10.\**). Das spezielle, sensorische



10. *Accipiter nisus*: Nervenversorgung einer Kopffeder. a) bindegewebiges Bündel; b) Bindegewebszellkern; c) Papille der Federspule; d) Endfaser; e) dicke Nervenfasern; f) dünne Nervenfasern; g) HERBST'sches Körperchen. Vergr. 600 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

\* Die dieser Arbeit beigegebenen Zeichnungen haben FRL. ELISABETH DÁNOS, Zeichnerin und GÉZA MRÁZ, Assistent unseres Instituts angefertigt, denen ich für ihre präzise Arbeit auch an dieser Stelle aufrichtig danke. Dank schulde ich auch der Leitung des Budapester Zoologischen Gartens, von der mir ein Teil des untersuchten Materials freundlichst überlassen wurde.

Endsystem ist die Verzweigung einer dicken Faser. Zwischen dem Endsystem und den Nerven des HERBST'schen Endkörperchens ist keinerlei Verbindung zu beobachten, beide sind Endigungen besonderer Nervenfasern. An dem erwähnten Hautgebiet endigt demnach ein Teil der im *Corium* ziehenden dicken Fasern nicht in HERBST'schen Körpern, sondern in der Papille der Federspule in einem mehrfach gewundenen und mehrere Seitenäste abgebenden Endsystem. Am Ende der terminalen Äste werden bisweilen auch Endringe oder Endköpfchen sichtbar. Die Tatsache, dass nur die oberhalb des *Os nasale* und des *Os frontale*, d. h. an der Stirn befindlichen Federn über diese speziellen sensiblen Endsysteme verfügen, lässt vermuten, dass sie mit der fliegenden Lebensweise in engem Zusammenhang stehen und den Endsystemen der Sinushaare bei den Säugetieren zu vergleichen sind.

### Zusammenfassung

Bei der Untersuchung der Haut von 20 Vogelarten mit Hilfe der Silberimprägnation konnten ausser den bisher bekannten HERBST'schen und GRANDRY'schen Nervenendkörperchen intraepitheliale Fasern, baumartige Verzweigungen, Nervenendgeflechte und Endsysteme der Federspulen als Endigungsformen der Nervenfasern der Vogelhaut nachgewiesen werden.

Die systematischen vergleichenden Untersuchungen haben gezeigt, dass die HERBST'schen Körper universelle sensible Endkörper sind, die nicht nur im Schnabel der Wasservögel, sondern auch an den verschiedensten anderen Stellen der Vogelhaut in wechselnder Zahl und Grösse vorkommen. Sie sind im grossen und ganzen homologer Struktur, zwischen Tastzellen und Endfasern gibt es keine Kontinuität.

Die GRANDRY'schen Körper sind nur Endkörper in der Schnabelhaut der Entenvögel (*Anseres*) und dürften in der Auswahl der Nahrung eine wichtige Rolle spielen. Die Gestreiftheit der Tastzellen ist keine ständige Eigenschaft und keinesfalls als neuralen Ursprungs zu betrachten.

Intraepitheliale Endfasern sind in der Schnabelhaut der Raubvögel, und baumartige Verzweigungen besonders in der Haut des Augenlides charakteristisch.

Die glatten Muskeln und die Blutgefässe der Haut sind von dichten Nervengeflechten innerviert, in denen auch die Endfasern ihre Selbständigkeit beibehalten und kein *Terminalretikulum* bilden.

Die Innervation der Federn ist eine ärmliche. Von den neben den Federspulen befindlichen HERBST'schen Körpern ist anzunehmen, dass sie den höheren Zentren über Lage und Druck der Federn, und die speziellen sensorischen Systeme der frontalen Hautabschnitte über die Flugbedingungen Meldung erstatten.

### Schrifttum

1. ÁBRAHÁM, A.: Die Innervation der Blutgefässe. Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 4. 69. 1953.
2. ÁBRAHÁM, A.: Über die Stelle und Struktur der Rezeptoren im Aortenbogen des Rindes. Acta Biol. Univ. Szeged I. 125. 1955.



3. BOTEZAT, E.: Die sensiblen Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel und die einheitliche Endigungsweise der peripheren Nerven bei den Wirbeltieren. Zeitschr. wiss. Zool. 84. 205. 1906.
4. CARRIERE, J.: Kurze Mitteilungen zur Kenntnis der Herbstschen und Grandry'schen Körperchen in dem Schnabel der Ente. Arch. mikr. Anat. 21. 146. 1882.
5. CLARA, M.: Über den Bau des Schnabels der Waldschnepfe (*Scolopax rusticola* L.) Zeitschr. mikr.-anat. Forsch. 3. 1. 1925.
6. DOGIEL, A. S.: Zur Frage über den Bau der Herbstschen Körperchen und die Methylenblaufixierung nach Bethe. Zeitschr. wiss. Zool. 66. 358. 1899.
7. DOGIEL, A. S.: Über die Nervenendigungen in den Grandry'schen und Herbstschen Körperchen in Zusammenhänge mit der Frage der Neuronentheorie. Anat. Anz. 25. 558. 1904.
8. DOGIEL, A. S.: Zur Frage über den Bau der Kapseln der Vater-Pacinischen und der Herbstschen Körperchen und über das Verhalten der Blutgefäße zu denselben. Fol. neurobiol. 4. 118. 1910.
9. GADOW, H.: in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Abt. 4. Vögel 1891.
10. GEBERG, A.: Über die Innervation der Gaumenhaut bei Schwimmvögeln. Internat. Monatschr. Anat. u. Physiol. 10. 112. 1893.
11. GROEBBELS, F.: Der Vogel. I.—II. Berlin, 1932.
12. HERINGA, G. C.: Le developement des corpuscules de Grandry et de Herbst. Arch. nearl. de Biol. Serie III. 3. 1917.
13. KRAUSE, R.: Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. 2. Berlin—Leipzig, 1922.
14. LANGE, B.: Integument der Sauropsiden in Bolk's Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1. 375. 1931.
15. LEYDIG, F.: Über den Bau insbesondere die Vater'schen Körper des Schnabels der Schnepfe. Arch. mikr. Anat. 4. 195. 1868.
16. PATZELT, V.: Histologie. 159. Wien, 1948.
17. PLATE, L.: Allgemeine Zoologie I. Jena, 1924.
18. STRESEMANN, E.: Vögel in Kükenthal, Krumbach's Handbuch der Zoologie. 7. Berlin—Leipzig, 1927.
19. STÖHR, PH.: Mikroskopische Anatomie des vegetativen Nervensystems in Möllendorff's Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. IV/5. Berlin—Göttingen—Heidelberg, 1957.
20. SZYMONOVICZ, L.: Über den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel. Arch. mikr. Anat. 48. 329. 1897.
21. SZYMONOVICZ, L.: Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen in Hautgebilden Arch. mikr. Anat. 45. 216. 1895.
22. SZYMONOVICZ, L.: Lehrbuch der Histologie. Leipzig 1930.